Nachtrag zu „Eine neue Pseudomyrma aus der Ochsenhorndornakazie in Mexiko"

(220. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen)

von

E. WASMANN S. J., (Valkenburg, L.).

In meiner obenerwähnten Arbeit über Ameisen in Akaziendornen (Nr. 212, Tijdschr. LVIII, 1915, Afl. 3/4, S. 296—325) habe ich leider die wertvolle Arbeit von W. M. WHEELER, „Observations on the Central American Acacia Ants" (Trans. II. Entomol. Congress 1912, p. 109—139) ganz übersehen. Deshalb gebe ich hier einen kurzen Bericht über jene Punkte derselben, die zur Ergänzung meiner Arbeit von Bedeutung sind.

WHEELER hat seine Beobachtungen über Akazienameisen hauptsächlich in Guatemala angestellt. Er ist der Ansicht (p. 112), dass die *Acacia sphaerocephala* SCHLECHT. u. CHAM. nicht mit *Ac. cornigera* L. identisch sei, sondern dass unter letzterem Namen die *Acacia spadicigera* SCHLECHT. u. CHAM. verstanden werden müsse; er gebraucht deshalb den Namen *Ac. cornigera* für letztere Art. Ferner spricht sich WHEELER dafür aus, dass die von BELT als *Pseudomyrma bicolor* GUÉR. (= *gracilis* F.) bezeichnete Akazienameise wirklich diese Art gewesen sei, da er sie in Guatemala stellenweise als einzige Akazien-*Pseudomyrma* antraf. Er rechnet daher *Ps. gracilis* F. ebenso wie *subtilissima* EM. und *nigropilosa* EM. zu den fakultativen Akazienameisen. Die obligatorischen Akazienameisen Centralamerikas umfassen nach ihm folgende 4 Formen: *Pseudomyrma Belti* EM., *Ps. Belti* subsp. *fulvescens* EM., *Ps. spinicola* EM. und *nigrocincta* EM. (p. 116), aber je nach den Örtlichkeiten verschieden verteilt. Hierzu kommt noch nach den von mir mitgeteilten Beobachtungen W. BRAKHOVENS *Ps. canescens* WASM., die bisher nur bei Tampico in Mexiko gefunden wurde.

WHEELERS eigene Beobachtungen über die Beziehungen der Akazien-Pseudomyrmen zu ihren Wirtspflanzen bieten grossenteils eine Bestätigung derjenigen BELTS, haben jedoch in einigen Punkten wichtige Berichtigungen und Ergänzungen zu denselben gebracht.

BELT hatte — allerdings nur als Vermutung, die noch der Bestätigung bedürfe — die Ansicht ausgesprochen, dass die Anbohrung der Akaziendornen durch die Ameisen das Wachstum derselben befördere; später hatte *Beccari* dies sogar bestimmt behauptet. Nach WHEELERS Beobochtungen (p. 121) ist diese Anschauung sicher irrtümlich. Die Dornen, deren Grösse und Form überhaupt auf ein und demselben Baum oft sehr variiert, werden erst dann angebohrt, wenn sie bereits ihre volle Grösse und ihre charakterische Gestalt erlangt haben, oder sie stellen wenigstens ihr Wachstum sofort ein und werden braun, sobald sie von den Ameisen ausgehöhlt worden sind. Eine Beförderung des Wachstums der Dornen durch die Ameisen findet somit nicht statt.

BELT standen keine Beobachtungen zu Gebote über die erste Besiedlung der jungen, aus Samen aufgegangenen Akazien durch die Ameisen. Diese Lücke hat WHEELER in glücklicher Weise ausgefüllt (p. 122 ff.). Bei Quirigua (Guatemala) fand er zahlreiche junge Pflanzen von *Acacia cornigera (spadicigera)*, die zwischen 8 Zoll und 3 Fuss Höhe besassen. Beschädigungen durch Blattschneiderameisen waren nicht an ihnen zu bemerken, auch wenn sie fast auf den Verkehrsstrassen der *Atta* lagen. Manche dieser jungen Akazien waren noch vollkommen frei von *Pseudomyrma*. Andere dagegen beherbergten in ihren Dornen bereits isolierte, frisch befruchtete Weibchen von *Pseudomyrma fulvescens* oder von *Ps. gracilis*. Die Koloniegründung der Akazien-Pseudomyrmen vollzicht sich also, wie ich in meiner Arbeit (S. 300) vermutet hatte, durch die einzelnen Weibchen nach dem Paarungsfluge. Einige spezielle Beobachtungen WHEELERS seien hier näher angeführt. Eine junge, 8 Zoll hohe Pflanze trug erst ein einziges Dornenpaar; dasselbe war hohl und enthielt eine entflügelte Königin von *Ps. fulvescens*. Sie hatte die typische Öffnung an der Spitze eines der beiden Dornen gemacht und wartete auf die

Reifung der Eier in ihren Ovarien. Eine andere Pflanze von 14 Zoll Höhe trug 5 Paar Dornen. Jedes der 3 unteren Paare war von einer entflügelten Königin bewohnt, während die 2 oberen Paare noch grün und unberührt waren. Die Königin im untersten Dornenpaare bewachte bereits einige Larven und Puppen; die beiden anderen hatten noch keine Brut, und die Öffnungen, die sie in den Dorn gebohrt hatten, um in denselben einzudringen, waren wiederum zugewachsen und verschlossen, obwohl ihre Lage noch kenntlich war durch eine Narbe.

Diese Beobachtungen sind von besonderem Interesse, zumal ganz ähnliche Verhältnisse auch bei der Koloniegründung von *Azteca* auf den Cecropien obwalten. Sie sprechen auch, wie WHEELER mit Recht hervorhebt, gegen die Annahme, dass die jungen Akazien bereits durch ihre Besiedelung mit *Pseudomyrma* gegen die Angriffe von Blattschneiderameisen geschützt sein können. Denn die isolierten Königinnen verlassen ja die Dornen überhaupt noch nicht und sind zudem ebenso furchtsam wie fast alle jungen befruchteten Ameisenweibchen; ja sie können nicht einmal hervorkommen zur Verteidigung ihrer Wirtspflanze, wenn — was wenigstens häufig der Fall ist — die Öffnung wiederum zuwächst. Bevor die jungen Akazien mehr als einen Fuss hoch sind, kann daher von ihrem Schutz durch die *Pseudomyrma* wohl keine Rede sein.

Da verschiedene Königinnen nacheinander verschiedene Dornenpaare eines und desselben Stämmchens besiedeln können, wie aus WHEELER's Beobachtungen hervorgeht, erhebt sich die Frage, wie sich die von jenen Königinnen stammenden Arbeiterbruten zueinander verhalten. Bekämpfen sie sich gegenseitig, bis nur e i n e Königin und deren Nachkommenschaft mehr übrig ist — wie v. IHERING für die Cecropien-*Azteca* annimmt — oder verbinden sie sich zu einer gemeinsamen B u n d e s k o l o n i e? WHEELER konnte diese Frage nicht durch direkte Beobachtung beantworten, er neigt jedoch zu der letzteren Ansicht. Die vielen Tausende von Ameisen, welche die verschiedenen Dornen eines einzigen Baumes bevölkern, stellen nach ihm wahrscheinlich die Summe der Arbeiterbruten der verschie-

denen Königinnen dar, welche den betreffenden Baum ursprünglich zur Koloniegründung benutzten. Auch mir scheint die Annahme, dass die relativ kleinen *Pseudomyrma*-Kolonien, die anfangs nur je ein Dornpaar bewohnten, sich später, falls sie zu einer Art gehören, miteinander verbinden, viel wahrscheinlicher, als dass sie in ein feindseliges Verhältnis zu einander treten. Wenigstens für ein gegenseitiges friedliches Verhalten spricht der Umstand, dass die Akazien-Pseudomyrmen sogar die Anwesenheit anderer, mit ihnen nur entfernt verwandter Ameisenarten auf demselben Baume häufig dulden.

Das schon von ALFARO beobachtete, in meiner Arbeit (S. 305 ff.) erwähnte Zusammenleben von *Pseudomyrma subtilissima* EM. und *Camponotus planatus* ROG. mit *Ps. Belti* rechnet WHEELER (p. 124 ff.) unter die „Parabiose". Er fand in Guatemala an verschiedenen Örtlichkeiten *Camponotus planatus* ROG. auf denselben Akaziensträuchern mit *Pseudomyrma fulvescens* EM., bei Quirigua dagegen mit *Ps. gracilis* F. Die vom *Camponotus* bewohnten Dornen waren sogar grossenteils auf denselben Zweigen wie die von *Ps. fulvescens* bewohnten und unterschieden sich von letzteren durch grössere Eingangspforte. *Camponotus planatus* nimmt nach WHEELER nicht etwa als blosser „Raumparasit", wie EMERY glaubte, von bereits ausgehöhlten Dornen Besitz, die früher von der *Pseudomyrma* bewohnt waren; er sah einmal, wie eine Gruppe *Camponotus*-Arbeiterinnen einen noch grünen Dorn eifrig anbohrten. WHEELER nimmt deshalb an, dass bereits die Königin jenes *Camponotus* bei ihrem Paarungsfluge neben vielen anderen Bäumen auch die von *Pseudomyrma* bewohnten Akazien aufsuche und dort ihre Kolonie gründe, während die obligatorischen Akazien-Pseudomyrmen nur auf diese Bäume angewiesen sind. Er sah auch, wie die *Camponotus* die extrafloralen Nektarien an der Basis der Blattstiele besuchten; beim Sammeln der BELT'schen Körperchen konnte er sie nicht beobachten, aber er vermutet, sie machten sich auch diese zu Nutzen. Das gegenseitige Benehmen der Nachbarn ist nach WHEELER's Beobachtungen ein durchaus indifferentes. Den von FOREL aufgestellten Begriff der *Parabiose* kann man jedoch auf ihr Zusammenleben meines

Erachtens nur im weiteren Sinne anwenden, da die *Pseudomyrma* und die *Camponotus* ja nicht Teile desselben Nestes, sondern verschiedene Nester (Dornen) auf demselben Baume oder Zweige bewohnen.

Bei Escuintla (Guatemala) traf WHEELER wiederholt auf *Acacia cornigera* zugleich mit *Pseudomyrma fulvescens* eine sehr kleine, gelbe *Solenopsis*-Art. Ihre Nester waren jedoch nicht in den Dornen, sondern in den alten spindelförmigen Blütenstielen, von denen die reife Frucht abgefallen war; jeder dieser Stiele war von den Ameisen angebohrt und ausgehöhlt worden. Im Innern dieser Nester fand WHEELER stets kleine rötliche Cocciden, die von den *Solenopsis* gepflegt wurden; die *Pseudomyrmen* dagegen beschäftigen sich nach WHEELER ebensowenig wie nach früheren Beobachtern mit Schildlauszucht. Ob die winzige *Solenopsis*, die wegen ihrer Kleinheit wahrscheinlich von den Pseudomyrmen übersehen wird, für eine Diebsameise zu halten sei, die gelegentlich an den Larven und Puppen ihrer Nachbarn zehrt, konnte WHEELER nicht entscheiden.

Berücksichtigen wir nun noch kurz WHEELER's Ansicht über die *Myrmekophilie* der Ameisenakazien. Er glaubt die Frage „sind die Akazien myrmekophil", einfachhin verneinend beantworten zu dürfen (p. 103 ff.). Er wendet v. IHERING's bekanntes Wort über die Myrmekophilie der Cecropien auf die drei Akazienarten, *Ac. sphaerocephala, cornigera (spadicigera)* und *Hindsii* an, indem er sagt, dieselben hätten ihre Ameisen nicht nötiger als die Hunde ihre Flöhe (p. 133). Nach ihm sind die Ameisen bloss *Parasiten*, nicht *Symbionten* der Akazien. Die Gründe, welche er hiefür anführt, sind folgende. Gegen Pflanzenfresser aus der höheren Tierwelt seien die Akazien bereits durch ihre sehr wehrhaften Dornen hinreichend geschützt; gegen diese bedürften sie somit keiner Ameisenschutzwache. Allerdings kann man hiergegen einwenden, die Ameisen dürften immerhin zur Vermehrung des Schutzes beitragen, also ihren Wirtspflanzen nützlich werden. Bezüglich der Blattschneiderameisen (*Atta*), welche BELT als die Hauptfeinde der Akazien ansah, glaubt WHEELER, die Schädlichkeit der *Atta* für die Akazien sei nicht so gross. Während BELT's junge, noch nicht von *Pseudomyrma* be-

wohnte Akazien durch die Blattschneider entblättert wurden, sah WHEELER in Quirigua, wo junge, noch ungeschützte Akazien neben älteren, bereits von *Pseudomyrma* besetzten, wuchsen, keine von beiden durch die in der Nähe befindlichen *Atta*-Kolonien beschädigt. (Es wäre übrigens möglich, dass die *Atta* die auf den älteren Akazien mit den *Pseudomyrma* gemachten unangenehmen Erfahrungen [1]) auch auf die jungen Akazien übertrugen und deshalb hier beide mieden). Ferner haben WHEELER auch andere Beobachtungen in Mittelamerika und den Südstaaten der Union — ähnlich wie v. IHERING und FIEBRIG in Südamerika — zu der Ueberzeugung geführt, dass der Schaden, den die *Atta* der neotropischen Pflanzenwelt zufügen, nicht so tiefgreifend sei, wie BELT und FRITZ MÜLLER annahmen. Er beruft sich endlich auch auf v. UEXKÜLL-GÜLDENBRANDT [2]) für die physiologische Erklärung der extranuptialen Nektarien bei den sogenannten Ameisenpflanzen; deshalb seien dieselben auch bei den Akazien nicht als „Lockmittel" für bestimmte Schutzameisan erworben. Daher spricht sich WHEELER schlechthin gegen die Myrmekophilie der Ameisenakazien aus.

Andererseits müssen wir jedoch auch der auffallenden Tatsache gerecht zu werden suchen, dass gerade jene drei obenerwähnten Akazienarten, welche obligatorisch bestimmte *Pseudomyrma*-Arten beherbergen, mit BELT'schen Körperchen ausgestattet sind. Dass ferner die Bäume durch die wehrhaften Pseudomyrmen einen gewissen Schutz gegen ihre Feinde aus der höheren und niederen Tierwelt geniessen — wenngleich derselbe weder absolut in sich noch auch absolut notwendig für sie ist — wird auch zugegeben werden können. Wenn wir somit das „für und wider" der sogenannten Myrmekophilie der Ameisenakazien abwägen, so kommen wir, wie ich glaube, zu dem nämlichen Schluss, den ich bereits in meiner vorigen Arbeit (Nr. 212, S. 303, 315, 321) gezogen habe, nämlich zu einer Mittelstellung zwischen den beiden Extremen der Ueberschätzung und

---

1) Ueber gelegentliche Kämpfe zwischen *Atta* und *Pseudomyrma* liegen übrigens bisher keine Beobachtungen vor.

2) Nicht „Güldenstern", wie Wh. p. 132 schreibt.

der Unterschätzung der myrmekophilen Anpassungen. Die Initiative zur Besiedlung der Akazien durch bestimmte Akazienameisen der Gattung *Pseudomyrma* ging von letzteren aus. Sie wählten diese Bäume allmählich immer regelmässiger zur Koloniegründung wegen der Vorteile, die ihrer Art daraus erwuchsen. Diese Spezialisierung des Nistinstinktes ist selbstverständlich ohne jeden Anthropomorphismus zu denken, als ob die Ameisen durch intelligente Ueberlegung jene Vorteile erkannt hätten. Sowohl die günstigen Wohnungsverhältnisse, welche die Dornen dieser Bäume den Ameisen bieten, als auch die günstigen Ernährungsverhältnisse, die ihnen die extranuptialen Nektarien gewähren, sind demnach nicht ein Produkt der „Naturzüchtung", das erst durch „Anpassung" an die betreffenden Ameisen zustande kam. Die physiologischen Vorbedingungen für jene faktischen Anpassungen mussten bereits vorher durch die Wachstumsgesetze der Wirtspflanzen gegeben sein. Nachdem aber bestimmte *Pseudomyrma*-Arten diesen Vorbedingungen sich angepasst und ihren regelmässigen Wohnsitz auf den betreffenden Akazien aufgeschlagen hatten, konnte durch den Schutz, den sie nebenbei ihrer Wirtspflanze verliehen — auch wenn derselbe keineswegs ein sehr hochgradiger war — die weitere Entwicklung der extrafloralen Nektarien und speziell der BELT'schen Körperchen begünstigt werden, und zwar bis zu einer Stufe, welche die nämlichen physiologischen Eigentümlichkeiten ohne die Myrmekophilie nicht erreicht haben würden. In diesem Sinne können wir also dennoch von einer wahren „Symbiose" zwischen den Ameisenakazien und Akazienameisen sprechen, von einer auf gegenseitigem Nutzen beruhenden Symbiose, welche gegenwärtig mehr als blosser Parasitismus ist, obwohl sie ursprünglich aus einseitigem Parasitismus hervorging. Einigermassen analoge Verhältnisse finden wir ja auch bei der Symphilie vieler myrmekophilen und termitophilen Coleopteren, welche ebenfalls mehr als blosser Parasitismus ist, obwohl sie den Ausgang ihrer Entwicklung von der Anfangsstufe eines einseitigen Parasitismus nahm.